

Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica

I.M. Pérez-Ramos

Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNASE, CSIC), Avenida de Reina Mercedes, nº 10, 41012 Sevilla. España.

➤ Recibido el 2 de abril de 2007, aceptado el 2 de abril de 2007.

Los enclaves montañosos del Macizo del Aljibe y Sierras del Campo de Gibraltar (Cádiz-Málaga), declarados espacio protegido de la Comunidad Autónoma Andaluza (Parque Natural "Los Alcornocales"), se encuentran localizados dentro de la zona biogeográfica Bético-Rifeña, que ha sido considerada como uno de los 'puntos calientes' (*Hot Spot*) de biodiversidad de la Cuenca Mediterránea (Médail y Quézel, 1997). Estos bosques y matorrales sobre areniscas presentan una flora diversa y rica en elementos endémicos, con una parte importante de la vegetación compuesta por especies leñosas de cierto tamaño, asociadas a suelos ácidos y pobres en nutrientes (Ojeda et al. 1995). La gran confluencia de especies vegetales que aparentemente comparten los mismos recursos ecológicos en estas comunidades parece contradecir la teoría de segregación de las especies y los modelos teóricos que predicen la coexistencia de las mismas en ambientes heterogéneos (Tilman y Pacala, 1993). También hay que tener en cuenta la escala espacial en el estudio de la partición de recursos entre las especies, y que los requerimientos ecológicos de las plantas cambian durante sus ciclos de vida. El concepto de nicho de regeneración (Grubb, 1977) nació para explicar esta aparente paradoja de plantas que coexisten sin diferir en el uso de recursos básicos, pero sin embargo pueden tener diferentes requerimientos durante las fases iniciales de sus ciclos de vida. La regeneración de cualquier especie debe ser considerada como una serie concatenada de procesos, cada uno de los cuales puede influir decisivamente en el resultado final (Harper, 1977). Por tanto, un reclutamiento exitoso requiere del cumplimiento conjunto y sucesivo de las diferentes etapas que constituyen el ciclo, cada una de las cuales puede verse afectada por numerosos factores (tanto bióticos como abióticos).

El objetivo general de esta Tesis Doctoral ha sido el estudio de la capacidad regenerativa de las especies leñosas que dominan el dosel de un bosque típicamente mediterráneo (dentro del Parque Natural Los Alcornocales), tratando de discernir los principales factores que están condicionando el éxito durante las primeras fases de sus ciclos de vida. En un primer estudio a nivel de comunidad, se ha evaluado comparativamente la respuesta a diversos factores (bióticos y ambientales) en las especies leñosas que predominan en el área de estudio, durante el estadio inicial de plántula. En segundo lugar, se han determinado los efectos ecológicos de una de las prácticas silvícolas más comunes en los bosques de alcornocal – rozas y aclareos de matorral – cuyo principal fin es la facilitación de las labores de extracción de corcho. Finalmente, se ha profundizado en el estudio a nivel de población de las dos especies de *Quercus* que coexisten en estos bosques (*Q. suber* y *Q. canariensis*), para explicar la baja eficiencia en sus procesos de reclutamiento registrada en los estudios anteriores (**Fig. 1**). Para ello, se han analizado secuencialmente las fases iniciales de sus ciclos regenerativos, desde la producción de semillas hasta el establecimiento de plántulas y brinzales, tratando de identificar dónde se producen los "cuellos de botella" y cuáles son los principales factores que están limitando el éxito de transición de una fase a otra (**Fig. 2**). El análisis del proceso de reclutamiento temprano de ambas especies ha sido abordado mediante una aproximación espacialmente implícita, con dos niveles jerárquicos de estudio: uno a escala de sitio de bosque y otro a escala de micrositio.



Figura 1. El autor junto a un juvenil de *Q. suber*.

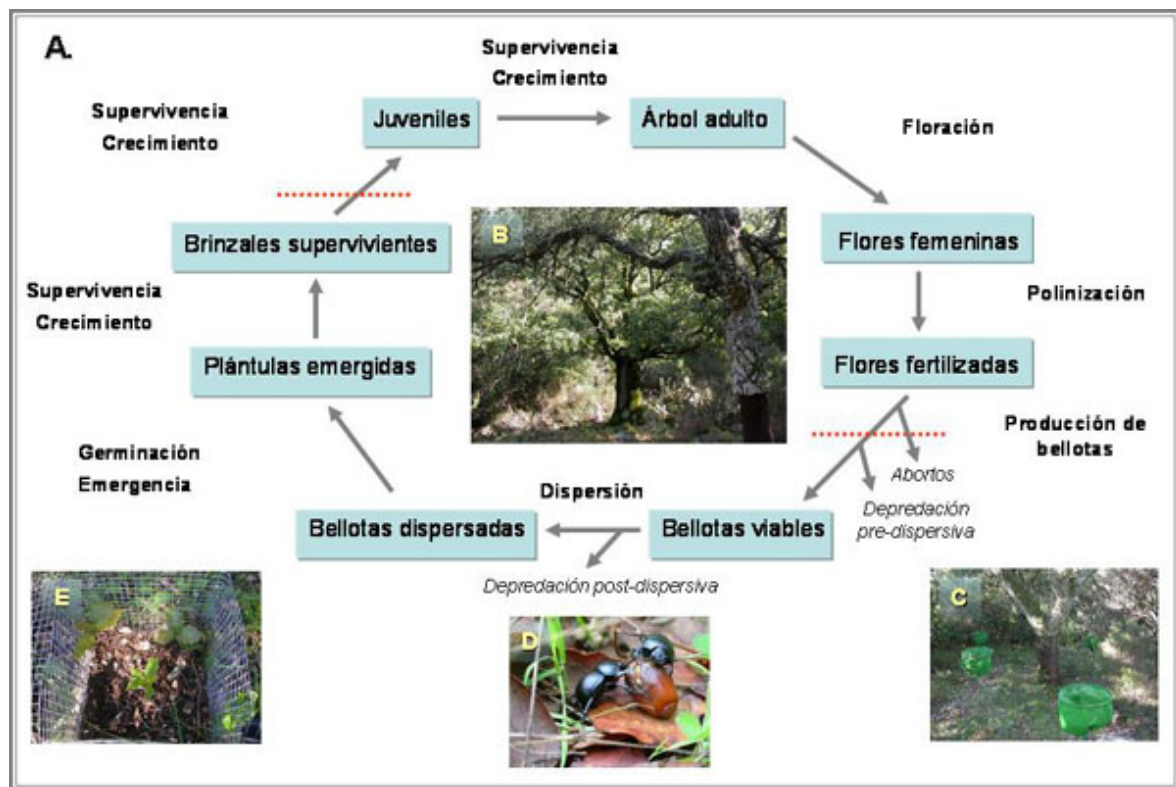


Figura 2. (A) Fases y procesos del ciclo de regeneración en las dos especies de *Quercus*. (B) Árboles adultos de *Q. suber* y *Q. canariensis*. (C) Trampas recolectoras utilizadas para estimar la producción de bellotas. (D) Coleópteros consumidores de bellotas. (E) Detalle de plántulas emergidas de *Q. canariensis* en el experimento de siembras en el campo.

Patrones de regeneración natural de especies leñosas a nivel de comunidad

Uno de los resultados más relevantes es que la composición y abundancia de especies en el dosel arbóreo-arbustivo de los sitios de bosque estudiados no se vieron reflejadas en los valores de densidad de sus bancos de plántulas. Algunas especies, tales como *Viburnum tinus* o *Phillyrea latifolia*, a pesar de estar menos representadas en los estratos verticales del bosque, contaron con un elevado número de plántulas recién emergidas en el suelo con una alta probabilidad de supervivencia durante sus primeros años de vida. Estas especies, clasificadas en este estudio como 'más eficientes' en las primeras fases del ciclo de regeneración natural, podrían llegar eventualmente a reemplazar en un futuro a aquéllas que hoy dominan el dosel de estos bosques, pero que en contraste presentan algún tipo de limitación demográfica, como es el caso de *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus* y las dos especies de *Quercus* (Fig. 3).

Capacidad de regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo

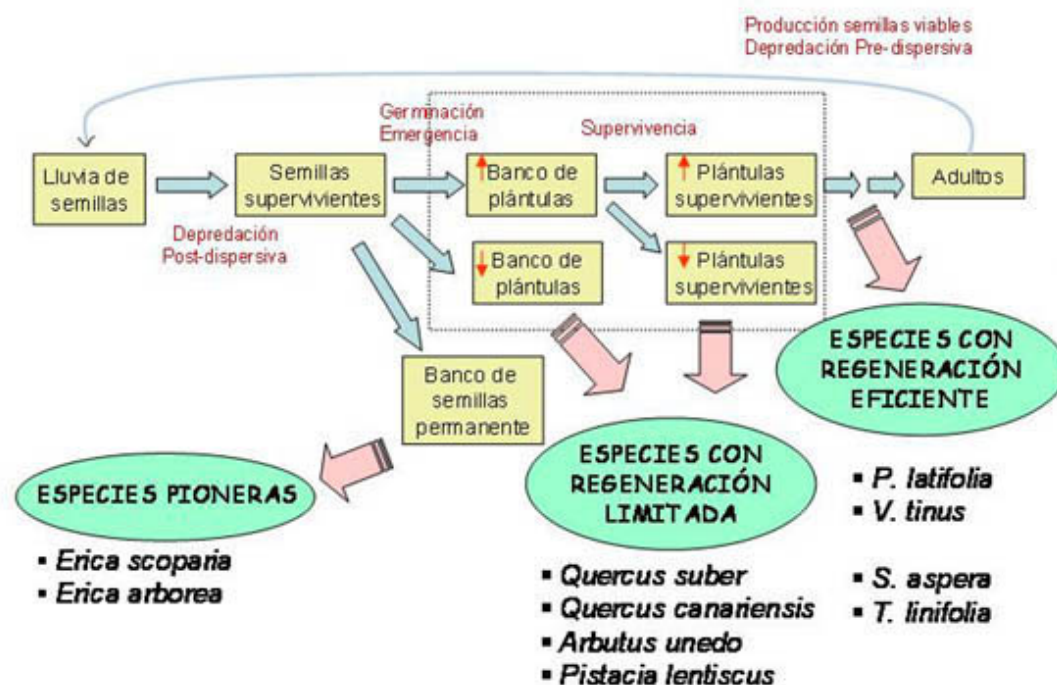


Figura 3. Esquema resumen de la capacidad regenerativa de las principales especies leñosas en el área de estudio

Los procesos de emergencia y supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas del área de estudio estuvieron condicionados por un conjunto de factores, siendo el factor principal específico y diferente para cada una de ellas. El nivel de competencia entre plántulas y la distancia al adulto conespecífico más cercano, así como al de otras especies leñosas de frutos carnosos (en el caso de especies endozoócoras), condicionaron la probabilidad de éxito durante estas primeras fases del ciclo, para gran parte de las especies estudiadas. Por otro lado, los factores del medio físico también ejercieron una importante influencia sobre la regeneración, destacando la disponibilidad hídrica del suelo, la intensidad lumínica a nivel del sotobosque, así como otros parámetros edafológicos relacionados con la fertilidad, la acidez o el espesor de la capa de hojarasca. La gran diversidad de factores influyentes en estas primeras fases del ciclo de regeneración y la forma diferencial en que afectaron a las distintas especies que componen la comunidad del bosque, ponen de manifiesto distintos requerimientos y sugieren la existencia de nichos de regeneración distintivos para cada una de ellas.

Las prácticas de rozas y aclareos de matorral generaron una serie de cambios sobre las condiciones microambientales, que afectaron tanto a la biodiversidad de la comunidad de herbáceas (Pérez-Ramos *et al.*, 2007b) como al proceso de reclutamiento de muchas especies leñosas. Respecto a la regeneración natural de especies leñosas, estas prácticas silvícolas aparentemente ejercieron un efecto positivo, aumentando la abundancia de plántulas o favoreciendo su supervivencia, en función de las características del bosque. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el uso de la maquinaria

motorizada en los últimos años supone un riesgo para las plántulas y brinzales de ser cortados e impedir su crecimiento y desarrollo.

Comparación entre poblaciones de dos especies de *Quercus*

En el área de estudio, el reclutamiento de las dos especies de *Quercus* estuvo seriamente limitado por los mismos procesos demográficos: una elevada tasa de abortos (superior al 70% de las semillas dispersadas), una alta probabilidad de depredación post-dispersiva de bellotas y una baja supervivencia de plántulas durante el verano (Fig. 4).

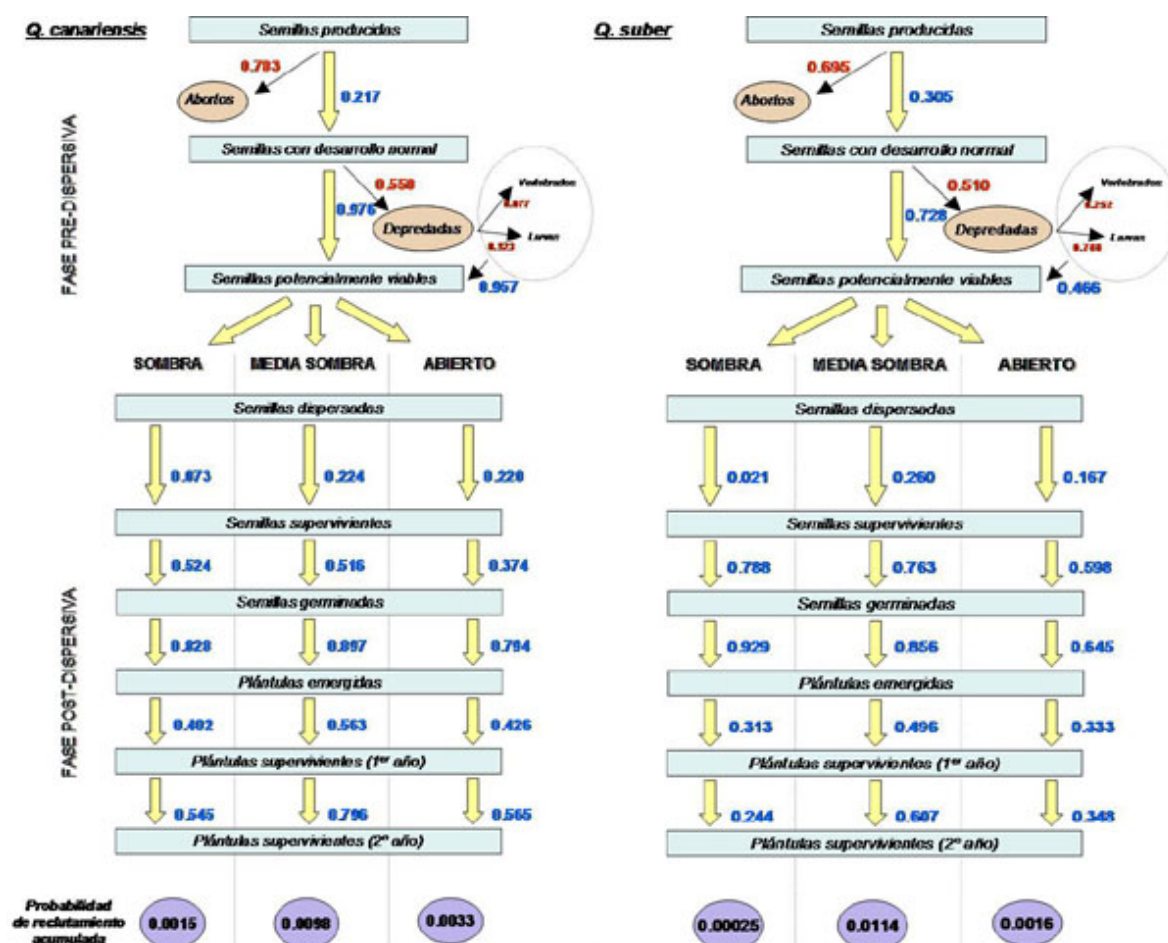


Figura 4. Probabilidades de transición, entre las diferentes etapas del reclutamiento, para *Q. canariensis* y *Q. suber*. En la fase post-dispersiva, se ha hecho distinción en función del tipo de micrositio al que fue dispersada la semilla. En azul se han resaltado las probabilidades positivas y en rojo las negativas.

El proceso final de reclutamiento varió enormemente en función del tipo de micrositio al que fue dispersada la bellota. Por un lado, las tasas más altas de depredación post-dispersiva de semillas se registraron en los micrositios localizados bajo matorral (micrositios de sombra), posiblemente por la acción de pequeños roedores, que suelen mostrar una mayor actividad en este tipo de microhábitats más cubiertos, donde encuentran una mayor protección frente a sus propios depredadores. Por otro lado, la probabilidad de éxito en las fases de germinación y emergencia de plántulas fue significativamente menor en los micrositios más abiertos. Estas bajas probabilidades de transición fueron debidas principalmente a un problema de saturación de agua en el suelo durante el otoño-invierno, que ocurrió de manera más frecuente en este tipo de micrositios más abiertos (Urbietta *et al.*, 2007). Respecto a la supervivencia de plántulas, las probabilidades de transición estimadas fueron similarmente bajas en los dos extremos del gradiente de cubierta vegetal. En los micrositios abiertos, como consecuencia de los problemas de encharcamiento, las plántulas emergieron en época más tardía, viéndose reducido el período de tiempo destinado al crecimiento de la radícula. En los micrositios localizados bajo matorral, la falta de luz probablemente fue el principal factor que limitó la supervivencia de las plántulas al no tener una ganancia neta de carbono (fotosíntesis menos respiración) suficiente para mantenerse vivas.

La síntesis de los procesos de reclutamiento temprano indicó que tan sólo entre el 0.15 y el 0.98% de las semillas producidas dieron lugar a una plántula de dos años de *Q. canariensis*, mientras que entre el 0.025 y el 1.14% llegaron a esta misma fase en el caso de *Q. suber*. En ambas especies, los sitios más aptos para la regeneración fueron aquéllos localizados bajo árbol, pero sin matorral denso (micrositios de media sombra) (**Fig. 4**).

Las principales diferencias entre ambas especies acontecieron durante la fase de depredación de semillas. En líneas generales, la probabilidad de que una bellota sea consumida fue mayor para *Q. suber* que para *Q. canariensis*, lo cual parece ser consecuencia del mayor tamaño de sus semillas, más que de una cuestión de preferencia alimenticia por esta especie. Respecto al crecimiento de plántulas, también aparecieron diferencias importantes entre ambas especies. Una vez desvinculada de las reservas acumuladas en la bellota, la biomasa aérea final de la plántula fue superior en el caso de *Q. canariensis*, especialmente en los micrositios más cubiertos, probablemente como consecuencia de su mayor tolerancia a la sombra. Si tenemos en cuenta la producción inicial de bellotas, estas diferencias interespecíficas en el reclutamiento de plántulas podrían llegar a intensificarse. Así, la producción de bellotas durante los tres ciclos reproductivos muestreados (desde el 2002 hasta el 2005) fue más alta para *Q. canariensis* (53.5 bellotas/m² año⁻¹) que para *Q. suber* (29 bellotas/m² año⁻¹). Sin embargo, estos valores deben ser tomados con precaución debido a la alta variabilidad interanual que muestran ambas especies en la producción de semillas (fenómeno conocido como “vecería” o “masting” en inglés, Silvertown, 1980).

Finalmente, este trabajo de investigación documenta por primera vez el comportamiento singular de un coleóptero coprófago, *Thorectes lusitanicus*, que no sólo actúa como depredador post-dispersivo de bellotas en el área de estudio, sino también como un auténtico dispersor secundario (**Fig. 2d**). De este modo, la pequeña proporción de bellotas enterradas que no son consumidas por completo y conservan su embrión intacto, puede ser crucial para el mantenimiento de estas poblaciones de árboles (Pérez-Ramos *et al.*, 2007a; Verdú *et al.*, 2007).

IGNACIO M. PÉREZ RAMOS

Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica

Tesis Doctoral

Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla. Realizada en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, CSIC.

Febrero de 2007.

Dirección: Teodoro Maraón

Referencias

- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Médail, F. y Quézel, P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- Ojeda, F., Arroyo, J. y Maraón, T. 1995. Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biological Conservation* 72: 61-72.
- Pérez-Ramos, I. M., Maraón, T., Lobo, J. M. y Verdú, J. R. 2007a. Acorn removal and dispersal by the dung beetle *Thorectes lusitanicus*: ecological implications. *Ecological Entomology* 32: 1-8.
- Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Maraón, T., Díaz-Villa, M. D. y Valladares, F. 2007b Dynamics of understorey diversity following shrub-clearing of cork oak forests: a five-year study. *Applied Vegetation Science* (enviado para su publicación).
- Silvertown, J. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14 (2): 235-250.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: R.E. Ricklefs y D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, E.E.U.U.

Urbieto, T. I., Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T. y Kobe, R. 2007. Soil water heterogeneity and emergence time control seedling establishment of three coexisting oaks. *Journal of Ecology* (en revisión).

Verdú, J.R., Lobo, J. M., Numa, C., Pérez-Ramos, I. M., Galante, E. y Marañón, T. 2007. Acorn preference by the dung beetle *Thorectes lusitanicus* under laboratory and field conditions. *Animal Behaviour* (en prensa).